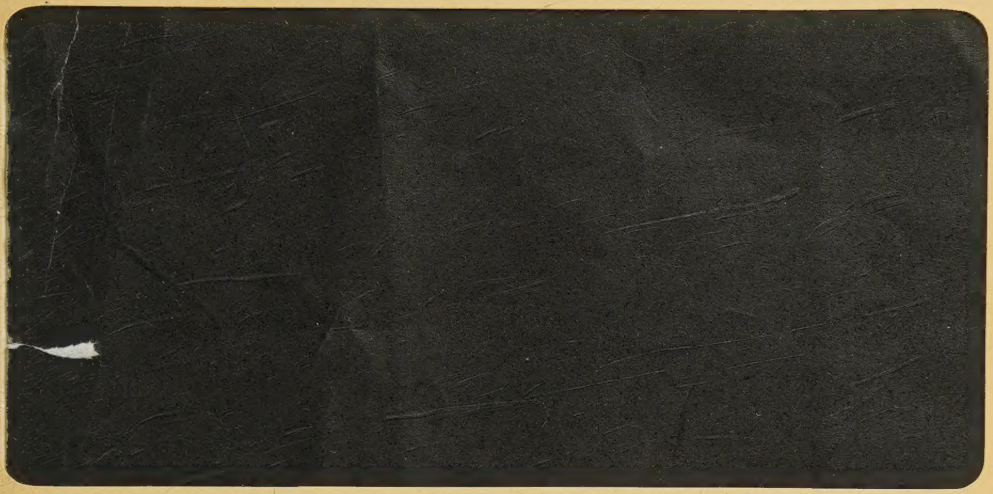


D R S A
Série A, N°
N° D'ordre

669

REVISION BIOSYSTEMATIQUE DE QUELQUES TAXONS DU GENRE MYOSOTIS

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la thèse de Doctorat-es-sciences naturelles enregistrée au C.N.R.S. sous le n° 4514

B L A I S E Solange

soutenue le 1er Octobre 1970 à la Faculté des Sciences d'Orsay devant le jury :

MM. R. NOZERAN	Président
R. GORENFLOT	Rapporteur
M. GUINOCHET	Examinateur
C. FAVARGER	Examinateur

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Candollea 27/1: 65-81. 1972.

Problèmes taxonomiques posés par l'homogénéité apparente du genre Myosotis[1]

S. BLAISE

RÉSUMÉ

L'auteur montre à quel point la distinction des taxons du genre *Myosotis* peut être délicate sur le terrain. Ainsi, dans certains cas de convergence, une même apparence macromorphologique s'observe dans deux taxons différents, qu'on ne peut séparer qu'avec l'aide de caractères palynologiques et caryologiques.

SUMMARY

The author stresses the difficulties sometimes encountered in the field in recognizing taxa within the genus *Myosotis*. In some cases of morphological convergence two distinct taxa, may have exactly the same appearance and can be separated only with the aid of palynological and caryological criteria.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Unterscheidung von *Myosotis*-Taxa im Gelände kann bisweilen sehr heikel sein. In einigen Fällen geht die Merkmalskonvergenz so weit, dass die Phänotypen verschiedener Sippen makromorphologisch völlig übereinstimmen und nur mit Hilfe von Pollen- und Chromosomenmerkmalen unterschieden werden können.

Si les *Myosotis* sont connu de tous en tant que genre, les espèces, par contre, en sont totalement ignorées, parfois même des botanistes. Ainsi, au sens commun, il n'existe qu'une sorte de *Myosotis,* voire deux ou trois lorsque sont introduites

[1] Article principal de la thèse de doctorat ès-sciences soutenue le 30 septembre 1970 devant la Faculté des sciences d'Orsay.

des distinctions écologiques: *Myosotis* des alpes, *Myosotis* des forêts, *Myosotis* des marais; et devant les difficultés que l'on éprouve à distinguer sur le terrain les taxons cités dans les flores et surtout dans les ouvrages de spécialistes, on est tenté de donner raison au sens commun et de regrouper ces si nombreux taxons en quelques larges espèces, en se basant sur les plus ou moins grandes ressemblances morphologiques.

Mon but est tout d'abord d'analyser quelques exemples de *Myosotis* pour éprouver la validité du critère de ressemblance morphologique, puis d'élargir la discussion à l'ensemble des taxons étudiés (dont la liste est donnée en fin d'article).

Analyse de quelques exemples

Premier exemple: Myosotis alpestris sensu lato

Dans la région du Lautaret croît en abondance un *Myosotis* du groupe *alpestris,* déterminé par Grau (1964) qui l'y a fait récolter comme étant le *M. alpestris* Schmidt subsp. *alpestris* var. *elatior* Gaudin, à $2n = 48$ chromosomes; et il ne viendrait à l'idée d'aucun botaniste, même le plus scrupuleux, d'envisager l'existence de plusieurs taxons du groupe *alpestris,* dans ce que l'on peut considérer comme une immense population parfaitement homogène à quelques variations de teinte de corolle et de taille près.

Motivée par le fait que, du point de vue géologique, cette région est une mosaïque de terrains cristallins et sédimentaires, et que, du point de vue phytosociologique, bon nombre d'associations alpines et subalpines y sont représentées, j'ai échantillonné des plantes sur les différents types de sous-sols et dans les différents types d'associations. Après numérations chromosomiques j'ai pu démontrer (Blaise 1965) qu'il existait en fait deux cytotypes dans la région du Lautaret, un cytotype diploïde à $2n = 24$ chromosomes et un cytotype tétraploïde à $2n = 48$ chromosomes, présentant l'un et l'autre des exigences phytosociologiques, donc écologiques, différentes, mais complémentaires: la totalité de la surface disponible est ainsi occupée soit par l'un, soit par l'autre des deux cytotypes, l'ensemble donnant l'impression d'une unique population couvrant toute la région du Lautaret. Le cytotype diploïde colonise préférentiellement les associations alpines sur silice, laissant au cytotype tétraploïde les associations subalpines sur roches sédimentaires moins acides (Blaise 1970c).

A la lumière de ces faits nouveaux, les plantes ont été revues du point de vue morphologique et j'ai pu noter quelques caractères différentiels, surtout au niveau des nucules, qui m'ont permis de vérifier que si le cytotype tétraploïde était bien à rapporter au var. *elatior,* le cytotype diploïde était, lui, à attribuer à une espèce bien différente: le *M. gallica* Vestergren, endémique des Alpes françaises du sud (Grau 1964).

Sous une apparente homogénéité se cachent donc deux taxons distincts, mieux caractérisés (dans les régions où ils poussent ensemble) par leurs exigences phytosociologiques, donc écologiques, que par un quelconque détail de morphologie.

Deuxième exemple: Myosotis discolor Pers. sensu lato

Dans le Val-de-Loire croît en abondance un petit *Myosotis* de ce groupe à fleurs crèmes virant progressivement au bleu et au mauve, et que l'on détermine aisément comme étant un *Myosotis discolor* Pers. sensu lato. J'ai échantillonné un certain nombre de populations et prélevé, dans l'une d'entre elles, les nucules de deux individus (numérotés 1 et 2), choisis le plus ressemblants possible. Les nucules ont été semées séparément en jardin expérimental. Les deux séries de descendants repiqués un par un dans de grands pots présentaient entre elles des différences architecturales et physiologiques importantes: l'axe principal[1] des descendants de l'individu n° 1 était relativement court (60 mm en moyenne), il ne portait que deux, voire trois, rameaux latéraux et les feuilles distales, tant du premier que des seconds, étaient, en règle générale, en position opposée; l'axe principal des descendants de l'individu n° 2 était long (230 mm en moyenne) et portait six ou sept rameaux latéraux, les deux supérieurs étant les plus développés, et les feuilles distales n'étaient jamais en position opposée (fig. 2, F); par ailleurs, ces plantes fleurissaient plus tardivement que les descendants de l'individu n° 1. Après numération chromosomique sur méristèmes radiculaires, les descendants de l'individu n° 1 étaient tous à $2n = 72$, ceux de l'individu n° 2 à $2n = 24$ chromosomes.

Sur l'individu n° 1, conservé en herbier, les feuilles distales étaient effectivement toutes en position opposée, fait auquel je n'avais accordé jusque là aucune importance, ce caractère étant considéré jusqu'à ce jour comme n'ayant aucune signification systématique chez les *Myosotis* et apparaissant souvent un peu au hasard dans de nombreuses populations de toutes les espèces envisagées dans cette étude. Il s'avérait, de plus, que la population ayant fourni les échantillons n°s 1 et 2 était en fait composée de deux types d'individus (avec deux modes correspondant à la taille), et que les autres populations du Val-de-Loire étaient composées soit de l'un soit de l'autre de ces deux types. En suivant la descendance d'un certain nombre de plantes prises dans les différentes populations, j'ai pu vérifier l'existence des deux cytotypes décrits plus haut (1968 et 1969a).

La culture, en favorisant au maximum le développement des plantes, fait ressortir les caractères différentiels trop discrets ou inexistants dans la nature; dans le cas présent, elle a permis, d'une part de mettre en évidence l'existence de deux taxons au sein du *M. discolor:* le subsp. *dubia* (Arrondeau) Blaise ($2n = 24$) et le subsp. *discolor* Pers. ($2n = 72$), d'autre part d'éprouver le seul caractère distinctif utilisable sur le terrain (position de *Fn* et *Fn-1*).

L'apparente uniformité morphologique sous laquelle se cachent ces deux taxons s'explique par le fait que les caractères différentiels apparaissent surtout sur les plantes ayant atteint leur maximum de développement, phénomène peu fréquent dans la nature.

Troisième exemple: Myosotis ramosissima Rochel et M. congesta Shuttlew.

Ces deux espèces présentent des tailles et teintes de corolles ainsi qu'un type d'organisation de la plante tellement identiques, que les populations correspon-

[1] L'axe principal est mesuré du collet à la fleur terminale.

dantes se regroupent parfaitement sur le diagramme résultant d'une analyse factorielle des correspondances appliquées à des mesures caractérisant l'architecture des plantes (fig. 1, liste des caractères utilisés). Dans ces conditions, pourquoi en faire deux espèces distinctes? Il faut d'abord préciser que Shuttleworth, lorsqu'il échantillonna ses plantes, le fit dans une population présentant un habitus particulier dû, certainement, à des conditions écologiques inhabituelles, à tel point que Rouy (1927) fit des isotypes en sa possession les représentants d'une "race" de *M. stricta.*

En fait, tous les botanistes qui récoltèrent cette plante par la suite, la rapportèrent au *M. ramosissima* Rochel (Blaise 1970a) ou au *M. tubuliflora* Mürbeck, espèce voisine (Sauvage 1958).

Devant une telle évidence morphologique il est bien difficile de ne pas être tenté de rapporter ces plantes à un même taxon. Heureusement il convient de rappeler qu'en travaillant longuement sur un même groupe systématique, on acquiert progressivement une perception aiguë des différences et des ressemblances les plus ténues qui peuvent exister entre deux plantes ou deux populations de ce groupe et qu'alors naissent des doutes (nécessaires à la progression des connaissances), là où il n'y avait que certitudes au départ: en effet, c'est après avoir préssenti un problème que l'on est à même d'émettre des hypothèses puis de les confirmer ou de les infirmer. Et en se basant sur l'exemple présent, il semble que l'apparition d'un doute soit un phénomène plus difficile à provoquer, et surtout plus aléatoire, que la vérification d'une hypothèse.

> Cette démarche de l'esprit qui consiste à affiner sa perception et ne procède donc d'aucune méthodologie particulière, fait le grand intérêt des sciences d'observation et de la systématique en particulier, ces disciplines sont trop souvent méprisées, parce qu'il est plus facile et plus spectaculaire de décrire une expérience même si celle-ci n'a pas abouti, que de décrire des démarches de l'esprit, même lorsqu'elles ont conduit à la découverte d'une nouvelle unité biologique.

Et c'est en utilisant une telle démarche qu'après avoir longtemps cru aux déterminations des botanistes assimilant au *M. ramosissima* sensu lato, les représentants du *M. congesta,* je finis par en douter en constatant que les plantes suspectes étaient toujours à $2n = 32$ chromosomes,[1] le *M. ramosissima* étant lui toujours à $2n = 48$. Par ailleurs, le *M. congesta* présentant des fleurs d'un bleu, soit très pâle, soit foncé, il me fut difficile de soupçonner l'existence d'une affinité entre cette espèce et les taxons du groupe *discolor* dont les fleurs sont toujours jaunes, au moins à un moment de leur vie; mais une fois l'hypothèse formulée, la vérification fut très simple: les *Myosotis* du groupe *discolor* ont un pollen relativement gros, sphérique, à 5 sillons aperturés alternant avec 5 pseudo-sillons, tandis que les autres *Myosotis* d'Europe ont un pollen beaucoup plus petit, allongé, à étranglement équatorial plus ou moins marqué, montrant 3 ou 4 sillons aperturés alternant avec 3 ou 4 pseudo-sillons; et le pollen du *M. congesta* est effectivement du type *discolor* (Grau & Leins 1968; Blaise 1970a).

---

[1] Grau (1970) donne $2n = 24$ chromosomes pour *M. congesta* (Grau 1970: 127-136, *Mitt. Bot. München*).

Il semble, finalement, qu'avec ces deux espèces on soit en présence d'un exemple presque parfait de convergence morphologique, du moins en ce qui concerne le type d'organisation des plantes; ce mot de convergence laisse sous-entendre que les deux espèces doivent se trouver à un même palier phylogénique, sur deux lignées issues d'un même tronc et ayant évolué parallèlement.

Le problème de la détermination de ces deux espèces sur le terrain restant entier, on pouvait espérer une discrimination phytosociologique; or, sur la partie commune de leurs aires respectives (c'est-à-dire sur la totalité de l'aire du *M. congesta:* pourtour de la Méditerranée), ces deux taxons poussent bien souvent en mélange dans un même individu d'association, ceci expliquant encore mieux les confusions de nombreux botanistes.

Discussion

Si l'on admet qu'il existe un rapport entre le port, la silhouette d'une plante et la structure du ou des groupements végétaux qu'elle colonise, on admet du même coup qu'à port identique, deux taxons d'un même genre puissent avoir des exigences phytosociologiques sinon communes du moins voisines et coexister dans un même individu d'association à condition d'être bien isolés sexuellement.

Par conséquent, le fait de trouver en mélange dans la nature les représentants des deux taxons d'un même genre semble être la preuve de leur isolement sexuel réciproque et de leur éloignement systématique ou plutôt phylogénique, même lorsque les apparences morphologiques prêchent en faveur d'un rapprochement.

Si l'on applique ce raisonnement à l'ensemble des espèces envisagées dans cette étude, on constate effectivement qu'à la gamme des types morphologiques de groupements (c'est-à-dire des formations végétales: pelouses, prairies, etc.) colonisés par le genre, on peut faire correspondre une gamme de silhouettes ou mieux de ports de plantes, dans les groupements ouverts des dunes littorales et plages maritimes, les plantes ont un port prostré avec tendance à former des coussinets; dans les groupements fermés des pelouses et des étages inférieurs et montagnards, les plantes ont un port "cespiteux bas", l'axe principal étant entouré d'une couronne de rameaux latéraux dressés, plus grands que lui (*M. ramosissima* par exemple); dans les groupements de moyennes et hautes herbes, en plaine et montagne jusqu'à l'étage subalpin, le port des plantes est dit "cespiteux haut", l'axe principal dépassant plus ou moins la couronne des rameaux latéraux, dressés mais inégalement développés, les plus chétifs d'entre eux constituant la zone d'inhibition située entre la couronne des rameaux distaux et celle des rameaux de rosette. Exemple: *M. discolor* subsp. *dubia* (Arrond.) Blaise (fig. 2, F) et *M. arvensis,* schéma-type (fig. 1); enfin, dans les groupements des pelouses alpines, les plantes ont un port en rosette dérivant en quelque sorte du port précédent par suppression de la zone d'inhibition et de la partie correspondante de l'axe principal (*M. alpestris,* fig. 2, H).

Ces différents types de ports s'expliquent par des caractères "adaptatifs" de l'appareil végétatif transmissibles aux descendants: variations de taille de l'axe principal et des rameaux latéraux, ainsi que de la plagiotropie de ces derniers, variations dans la quantité de matériel photosynthétique formé, etc.

Mais l'appareil inflorescentiel présente, lui aussi, des transformations qui, bien que difficilement interprétables d'un point de vue adaptatif, n'en sont pas moins étroitement corrélées à celles de l'appareil végétatif et il ne peut être question d'envisager l'évolution de l'architecture de la plante à travers le genre sans en tenir compte. Si l'on définit le système inflorescentiel d'un *Myosotis* comme l'ensemble des cymes portées par les ultimes ramifications de l'appareil végétatif (lequel peut être considéré comme le système racémeux de base), on peut assimiler les variations d'un tel système inflorescentiel aux modifications de structure des cymes prises isolément et celles-là évoquent et même répètent, à travers le genre *Myosotis* la phylogénie possible de la cyme scorpioïde des Boraginacées et des Solanées à partir d'une cyme bipare antidrome et favorisée en β.

Ainsi, chez le *M. ruscinonensis,* les cymes sont plus proches d'un système de cymes bipares classiques (fig. 2, B), que de la cyme scorpioïde du *M. arvensis:* un tel système inflorescentiel s'observe d'ailleurs beaucoup mieux sur les plantes en culture, et plus particulièrement en serre que dans la nature; chez quelques taxons du genre (*M. pusilla* par exemple, fig. 2, C), les cymes scorpioïdes plus ou moins bien redressées conservent toutes, ou presque toutes, leur préfeuille β; progressivement, à travers un certain nombre d'autres taxons on assiste à un enrichissement en fleurs de la cyme parfaitement redressée et à une virtualisation basipète de la bractée β (*M. persoonii* par exemple, fig. 2, D); enfin, chez bon nombre de taxons, la cyme scorpioïde est totalement dépourvue de bractées (*M. alpestris* par exemple, fig. 2, H).

Pour remarque, on peut noter, à travers les différentes espèces du genre, un rapport inverse entre la quantité de feuilles au niveau de l'appareil végétatif et celle de bractées sur les cymes; l'existence constante de ces dernières à la base ou tout au long des cymes chez certaines espèces de *Myosotis* serait donc en fait un processus d'adaptation. Dans le même ordre d'idées, sur les cymes normalement nues d'un *M. arvensis,* par exemple, on peut faire apparaître des bractées β en réduisant artificiellement l'éclairement.

Mais il ne peut être traité de l'architecture de la plante sans faire une place à part à l'extrémité distale de celle-ci où appareil végétatif racémeux primaire et système cymeux secondaire sont étroitement liés et dont les variations, encore plus difficilement interprétables d'un point de vue adaptatif, n'en sont pas moins corrélées à celles de l'appareil végétatif et des cymes scorpioïdes. Troll (1964) donne à l'extrémité distale des plantes herbacées le nom d'inflorescence principale, définissant entre autres celle-ci comme étant, chez une espèce donnée, l'ultime système inflorescentiel subsistant chez les plantes les plus mal venues, dans les conditions écologiques les plus défavorables. A travers le genre *Myosotis* les variations vont de l'inflorescence principale réduite, (ou presque), à la fleur terminale *(FLT),* jusqu'à une inflorescence principale simulant une cyme tripare, voire quadripare, de cymes scorpioïdes; et l'on peut trouver à travers les différents taxons de *Myosotis,* absolument toutes les images du film de la dynamique de cette inflorescence.

Ainsi, même chez les individus les plus mal venus du *M. ruscinonensis,* l'inflorescence principale est rarement réduite à la seule *FlT,* le rameau *n* terminé par une cyme bipare, ou une cyme unipare feuillée, de 2 ou 3 fleurs subsiste toujours;

chez un certain nombre d'autres taxons *(M. pusilla),* l'inflorescence principale sensu stricto est toujours assimilable à la seule *FIT,* mais le rameau *n* subit un certain nombre de transformations, perte des préfeuilles α puis β, qui vont lui permettre de s'assimiler à l'inflorescence principale; puis chez un certain nombre de taxons (essentiellement le *M. ramosissima*), l'axe nu du rameau va progressivement se souder au pédicelle étiré de *FLT* et parfois, dans une même population, on trouve, à travers les différents individus, toutes les images de la montée de *FLT* vers *FIT(1),* première fleur de la cyme scorpioïde de *n* (voir aussi fig. 2, E, F), simultanément le rameau *n-1* subit des transformations qui vont lui permettre de s'assimiler à l'inflorescence principale; en effet chez d'autres taxons comme le *M. arvensis* (fig. 2, G), on peut constater la soudure de l'axe nu de ce rameau à l'ensemble (*FIT*+axe de *n*), précédemment décrit; simultanément, le rameau *n-2* subit des transformations (perte de ses deux préfeuilles) qui vont lui permettre de s'assimiler à l'inflorescence principale; chez le *M. alpestris* (fig. 2, H, I), l'axe nu de ce dernier rameau, et bien souvent celui des rameaux *n-3* et *n-4* vont se souder à l'ensemble *(FIT+n-1)* précédemment décrit. Cette tendance (phylogénique?) qui consiste à regrouper des fleurs isolées éparpillées parmi les feuilles de l'appareil végétatif, en inflorescences de plus en plus élaborées, riches en fleurs et pauvres en matériel photosynthétique se rencontre dans de nombreux groupes d'Angiospermes sans qu'il soit possible d'en donner la moindre interprétation (cette évolution est apparemment non adaptative). Dans certains groupes les inflorescences sont même de plus en plus contractées jusqu'à simuler des fleurs simples; peut-on supposer qu'à partir de ces nouvelles fleurs simples vont se reformer de nouvelles inflorescences de plus en plus contractées? Sans en tirer de conclusions à tendance finaliste, on peut cependant faire remarquer que les étirements importants d'axes s'accompagnent bien souvent de soudure de ceux-ci, comme pour compenser une certaine fragilité; la syndesmie pourrait alors être interprétée comme un dispositif adaptatif transmissible aux descendants chez certaines espèces de groupements de moyennes et surtout de hautes herbes.

Application à l'étude taxinomique du genre

On peut résumer les faits décrits ci-dessus, en soulignant l'existence à travers le genre *Myosotis,* de deux séries de variations morphologiques: des variations "adaptatives" jouant au niveau du système végétatif et des variations "évolutives" jouant au niveau du système inflorescentiel; les deux séries de variations étant corrélées, si l'on place l'une d'entre elles en abscisse et l'autre en ordonnée, on obtient suivant la bissectrice, un continuum architectural dans lequel on peut distinguer des nœuds et des ventres, ces derniers étant assimilables à des types architecturaux, eux-mêmes superposables à des espèces. Ce schéma, qui doit pouvoir s'appliquer à d'autres groupes d'Angiospermes, présente l'intérêt de faire du taxon une entité prévisible, compte tenu des types de formations (gazons, hautes herbes, etc.) colonisés par les représentants du genre, et d'une tendance générale chez les végétaux à former des inflorescences de plus en plus complexes à partir de fleurs (au départ?) isolées.

Il est très facile de retrouver dans le tableau le type architectural commun aux *M. ramosissima* et *congesta,* ces deux espèces étant caractérisées, l'une par un pollen *"arvensis"*, l'autre par un pollen *"discolor"*, s'il y a eu réellement évolution

	Port: appareil végétatif	Cymes: appareil inflorescentiel	Inflorescence principale (ap. vég.+Infl.)	Pollen de type "arvensis" (fig. 2, Abis)	Pollen de type "discolor" (fig. 2, A)
Groupements des dunes littorales et plages maritimes	Port prostré (fig. 2, C)	Cymes bipares à cymes scorpioïdes totalement feuillées (fig. 2, B)	(FLT) (FIT)+(n)	*M. ruscinonensis* (fig. 2, C) *M. pusilla*	*(M. macrosiphon)*
Groupements fermés des pelouses et gazons des étages inférieurs et montagnards	Port cespiteux bas (fig. 2, E)	Cymes feuillées à la base à cymes nues (fig. 2, D, E)	(FIT)+(n)	*M. stricta* *M. ramosissima* subsp. *lebelii* *M. ramosissima* (fig. 2, E)	*M. persoonii* (fig. 2, D) *M. congesta* *M. discolor* subsp. *discolor*
Groupements des moyennes et hautes herbes en plaine et montagne jusqu'à l'étage subalpin	Port cespiteux élevé (fig. 2, F)	Cymes nues	(FIT+n)+(n-1) (FIT+n+n-1)+(n-2)	*M. arvensis* (fig. 2, G) *M. silvatica* *M. decumbens*	*M. discolor* subsp. *dubia* (fig. 2, F)
Groupements des gazons et pelouses subalpines alpines	Port en rosette (fig. 2, H)	Cymes nues	(FIT+n+n-1+n-2)+(n-3)	*M. alpestris* (fig. 2, H, I)	*(M. balbisiana)*

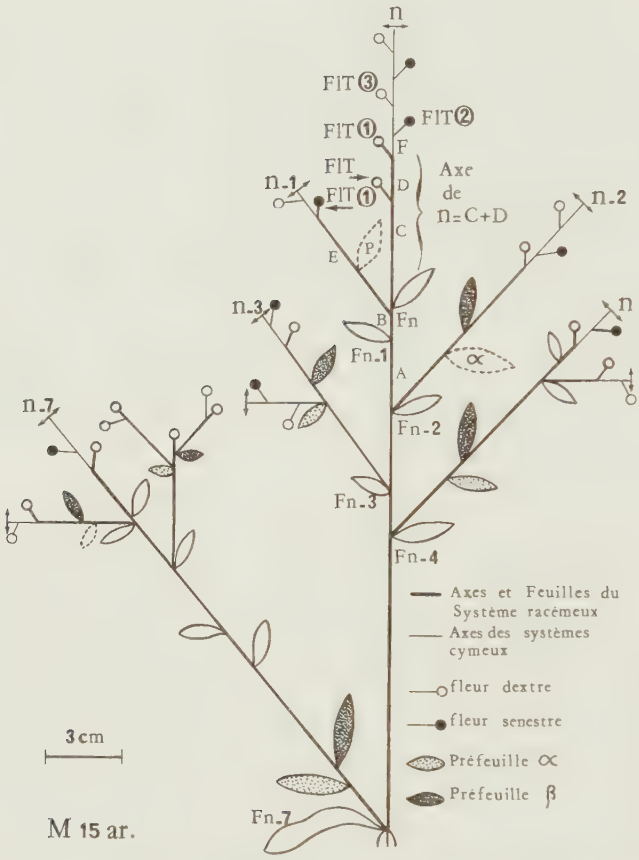
Tableau à double entrée établissant la correspondance entre les différents types d'organisation rencontrés à travers le genre *Myosotis* (types résultant de la combinaison d'un port, de cymes et d'une inflorescence principale, donnés) et les types morphologiques de groupements végétaux colonisés par les différents représentants du genre; à chaque type d'organisation, on peut faire correspondre deux espèces appartenant à deux groupes bien distincts caractérisés l'un par un pollen très petit à étranglement médian plus ou moins marqué, l'autre par un pollen grand et sphérique.

parallèle de deux lignées issues d'un même tronc, on peut donc espérer remplir toutes les cases du tableau à double entrée ainsi construit, c'est-à-dire faire correspondre à chaque type d'organisation à pollen *"arvensis"*, un type d'organisation à pollen *"discolor"*; et effectivement (tableau, colonne de droite), si aucune plante du groupe *"discolor"* ne présente le type architectural un peu particulier du *M. ruscinonensis* (Blaise 1966), à chacun des autres taxons de la lignée *"discolor"* correspond un taxon de la lignée *"arvensis"*. Il faut cependant faire deux remarques: d'une part aucun représentant du groupe *"discolor"* ne colonise les groupements des étages alpin et subalpin et cependant au type d'organisation en rosette du *M. alpestris* vivace, se superpose plus ou moins celui du *M. balbisiana* annuel, tous deux étant caractérisés par une rosette, un petit nombre d'entre-nœuds caulinaires et la grande taille de l'entre-nœud séparant la fleur terminale *FIT.* de la dernière feuille caulinaire *Fn;* par ailleurs aucun représentant du groupe *"discolor"* ne présente habituellement de phénomène de syndesmie, celle-ci apparaît cependant sporadiquement chez certains représentants des *M. discolor* subsp. *discolor* et subsp. *dubia;* en fait, concaulescence et syndesmie sont fréquents chez les Boraginacées; le *M. macrosiphon*, simplement mentionné (tableau) est une endémique rifaine décrite par Font Quer & Maire (1931), qui conserve comme le *M. stricta* plusieurs bractées à la base des cymes.

L'étude des variations architecturales des plantes, combinée à celle des caractères du pollen, met en évidence l'existence des deux lignées soupçonnées à partir de l'analyse du complexe morphologique: *M. ramosissima-M. congesta.*

Ou bien l'on place le tronc commun à ces deux lignées en deçà du *M. ruscinonensis* et du *M. persoonii*, compte tenu du fait que virtualisation de feuilles, soudures d'axes, élongation préférentielle de certains entre-nœuds, sont des phénomènes secondaires et qu'il paraît plus logique de faire dériver la cyme scorpioïde nue de la cyme scorpioïde feuillée que de soutenir le raisonnement inverse, et dans ce cas l'on fait dériver, au moins dans la lignée *arvensis*, les pérennantes, tel que le *M. alpestris*, d'annuelles ancestrales, tel le *M. ruscinonensis;* ou bien l'on place le tronc commun en deçà du *M. alpestris* et du *M. balbisiana*, et dans ce cas il faut admettre que les annuelles d'Europe à type d'organisation primitif sont des espèces, ou néoténiques ou surévoluées et il faut espérer trouver, sur d'autres continents, les pérennantes ancestrales primitives ayant encore une inflorescence principale peu élaborée et des cymes feuillées.

Toute hypothèse phylogénique mise à part, les différentes constatations faites à propos de l'architecture des *Myosotis*, ressortent d'un diagramme résultant de l'analyse factorielle des correspondances (Lebart & Fénelon 1971), appliquée à un ensemble de mesures architecturales (voir liste des caractères utilisés, fig. 1), faites sur environ 400 populations couvrant la totalité des espèces envisagées dans cette étude. Chaque point représentant une population correspond à la moyenne d'un certain nombre de mesures d'architecture faites sur 15 de ses individus. Dans une première analyse, toutes les données avaient été traitées ensemble et, à l'impression, chaque point était affecté du signe distinctif du groupe *"arvensis"* ou *"discolor"* auquel appartenait la population correspondante, compte-tenu des seuls caractères du pollen (non inclus, bien entendu, dans la liste des caractères utilisés dans l'analyse); sur le diagramme résultant, l'ensemble des 400 points formait un vaste continuum dans lequel les deux nuages de signes n'étaient pas juxtaposés mais superposés; on pouvait en déduire que les deux groupes (*arvensis* et *discolor*) ne dérivaient pas l'un de l'autre mais tous deux d'un même tronc commun et que



1: A = entre-nœud séparant *Fn-2* de *Fn-1*
2: B = entre-nœud séparant *Fn-1* de *Fn*
3: C = entre-nœud séparant *Fn* de *FIT*
4: D = entre-nœud séparant *FIT* de *FIT(1)*
5: E = longueur du rameau *n-1*
6: F = entre-nœud séparant *FIT(1)* de *FIT(2)*
7: nombre de feuilles sur *n-1*
8: nombre de feuilles sur *n-2*
9: L = longueur de l'axe principal, du collet à *FIT*
10: présence d'une fourche syndesmique subterminale *(FT)*.
11: apparition de la syndesmie *(SY)*
12: rapport $L/A+B+C+D+F$
13: nombre de feuilles sur *n*

Fig. 1. – Schéma d'organisation d'un *Myosotis*, déduit de l'observation d'un pied de *M. arvensis* subsp. *umbrata;* les différents types d'organisation correspondant aux différentes espèces du genre dérivent tous de ce schéma. Un certain nombre de caractères architecturaux empruntés au type d'organisation de la plante ont été utilisés dans les analyses factorielles (fig. 3 et 4); la liste en est donnée à la suite du schéma. (*n, n-1, n-2* etc., sont les numéros des rameaux pris dans un ordre descendant; *FIT* est la fleur terminale de l'axe principal; *FIT(1), FIT(2)* etc., sont les fleurs successives d'une cyme scorpioïde; *Fn, Fn-1* etc., sont les numéros des feuilles caulinaires et radiculaires prises dans un ordre descendant.)

Fig. 2. – **A:** pollen de *M. discolor;* **Abis:** pollen de *M. arvensis;* dans les deux cas, sillons alternant avec des pores. **B:** *M. ruscinonensis:* système de cymes bipares sur un pied cultivé. **C:** *M. pusilla* d'après un dessin de Loiseleur. **D:** *M. persoonii:* la fleur terminale *FIT* (en noir sur le dessin) est au niveau de *Fn* et les cymes scorpioïdes sont feuillées à la base. **E:** *M. ramosissima:* le pédicelle de *FIT* est soudé à *n* sur une partie de la longueur de ce dernier (*FIT* n'est donc plus au niveau de *Fn*), les cymes scorpioïdes ne sont plus feuillées, le port est cespiteux "bas". **F:** *M. discolor* subsp. *dubia:* mêmes remarques que pour **E;** le port est cespiteux "haut", l'inflorescence principale *(n, n-1, n-2)* est séparée de la zone des rameaux de rosette par une zone d'inhibition. **G:** *M. arvensis: n* et *n-1* sont soudés l'un à l'autre (fourche syndesmique). **H:** *M. alpestris: n, n-1, n-2* sont soudés, leurs bractées sont confondues avec les feuilles de la rosette; port en rosette. **I:** *M. alpestris: n, n-1, n-2, n-3, n-4* sont soudés au moins sur une partie de leur longueur, les bractées sont caulinaires, port en rosette.

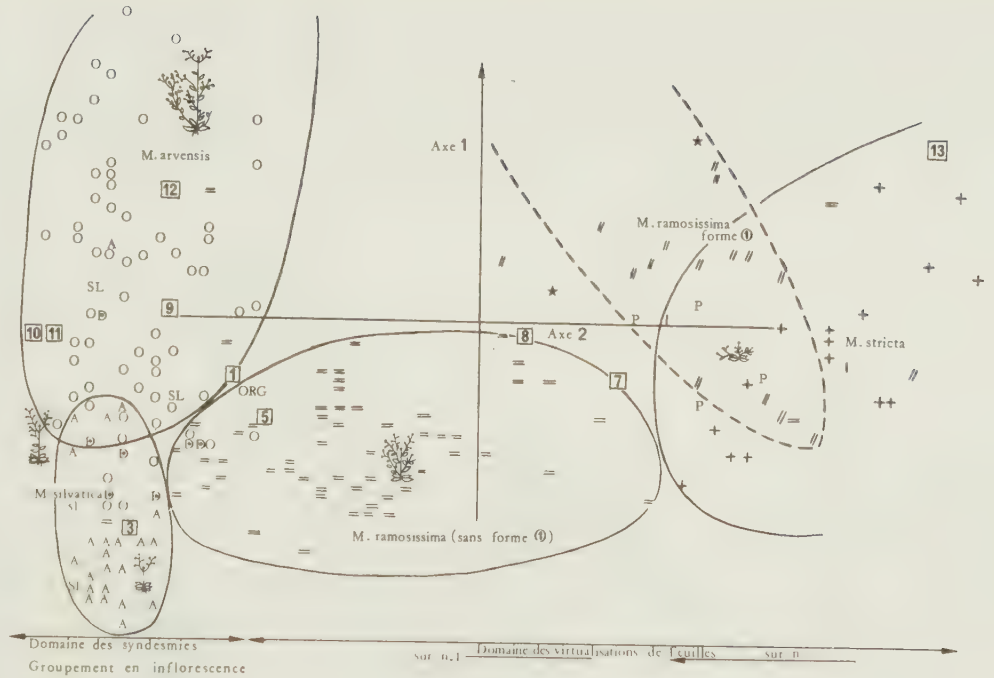


Fig. 3. Diagramme d'analyse factorielle des correspondances obtenu à partir des 13 caractères décrits (fig. 1), respectivement évalués sur toutes les populations envisagées dans cette étude. Chaque population est représentée par un point affecté du signe distinctif de l'espèce à laquelle appartient la population, compte tenu des seuls caractères caryologiques et palynologiques non introduits dans l'analyse. Toutes les populations ont été traitées ensemble mais celles appartenant au groupe *"discolor"* (c'est-à-dire celles ayant un pollen grand et sphérique) ont été imprimées sur un diagramme séparé (fig. 4). Les numéros des caractères ont été reportés sur le diagramme des populations, aux places où ils se trouvaient normalement sur le diagramme des caractères. (O = *M. arvensis;* SL = *M. silvatica;* Λ = *M. alpestris;* Ð = *M. decumbens;* = = *M. ramosissima* (à l'exception du subsp. *lebelii*); + = *M. stricta;* P = *M. pusilla;* ★ = *M. ruscinonensis;* // = *M. ramosissima* subsp. *lebelii.*)

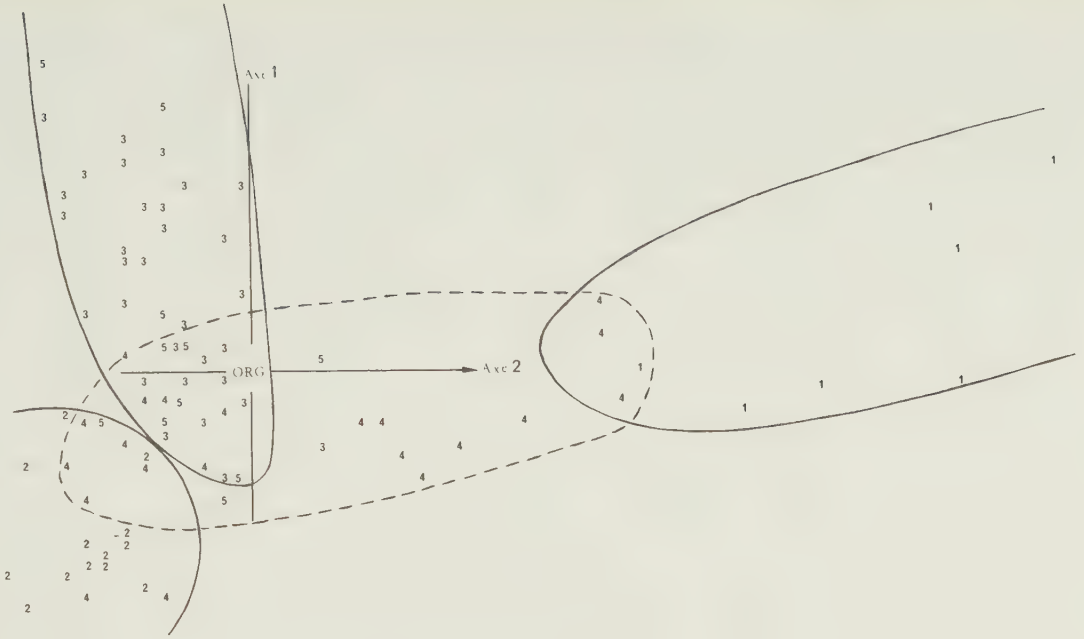


Fig. 4. – Sur ce diagramme résultant de la même analyse (fig. 3) figurent uniquement les populations du groupe *"discolor"*; chacune d'entre elles est représentée par le numéro de l'espèce à laquelle on peut la rapporter compte tenu des seuls caractères caryologiques non introduits dans l'analyse. Les différents numéros se regroupent suivant 4 types d'organisation superposables aux 4 types d'organisation du diagramme précédent; chaque groupe palynologique répète donc pour son propre compte les différents types d'organisation possible du genre *Myosotis*. (1 = *M. persoonii;* 2 = *M. balbisiana;* 3 = *M. discolor* subsp. *dubia;* 4 = *M. discolor* subsp. *discolor;* 5 = *M. congesta.*) *Remarque:* le nombre chromosomique de *M. balbisiana* n'étant pas connu, les populations de cette espèce furent déterminées à l'aide de caractères floraux absents de l'analyse.

dans la mesure où il y avait superposition des types morphologiques sur le diagramme d'analyse, il devait nécessairement y avoir confusion dans la reconnaissance des taxons sur le terrain; on est donc en droit d'affirmer que dans certains cas de convergence morphologique, un même "phénon" peut recouvrir deux taxons bien distincts. Dans une seconde analyse, les données des deux groupes palynologiques (*discolor* et *arvensis*) ont été lues ensemble, mais imprimées séparément, chaque point (ou population) étant affecté cette fois du signe conventionnel distinctif de l'espèce à laquelle on peut le rapporter compte tenu des seuls caractères palynologiques et caryologiques, car il faut préciser qu'à partir de ces seuls caractères on peut établir une clef de détermination de presque toutes les espèces envisagées dans cette étude (voir cette clef à la suite de la liste des taxons): sur les diagrammes résultants, on constate que le regroupement des populations à partir des caractères morphologiques choisis se superpose au regroupement des signes distinctifs en taxons définis caryologiquement et palynologiquement; on constate aussi que d'un diagramme à l'autre, il y a bien équivalence des grandes espèces deux à deux (soit *M. arvensis* et *M. discolor* subsp. *dubia*, *M. alpestris* et *M. balbisiana*, *M. ramosissima* et *M. discolor* subsp. *discolor*+*M. congesta*, *M. stricta* et *M. persoonii*), on constate enfin que les solutions de continuité qui existent au niveau des taxons caryologiques et palynologiques ne se retrouvent souvent pas au niveau des "phénons", l'"espèce phénon" est donc un concept qui ne peut se définir que statistiquement et dans le cas des *Myosotis* il est difficile, voire parfois impossible, d'identifier une population à partir d'un seul de ses individus. Enfin, toujours dans l'analyse factorielle des correspondances, si l'on tente d'introduire des signes conventionnels, non seulement pour les grandes espèces ou sous-espèces, mais encore pour toutes les races caryologiques et palynologiques trouvées, sur les diagrammes résultants, il n'y a plus juxtaposition mais chevauchement des différents groupes de signes; cela permet de dire que les phénons tels que nous les rencontrons dans la nature sont des apparences le plus souvent grossières par rapport aux espèces définies caryologiquement, palynologiquement et même morphologiquement (dans le sens de morphologie fine); ainsi des taxons très voisins sont-ils bien souvent indiscernables sur le terrain.

L'ensemble des faits qui viennent d'être rapportés démontre l'existence de deux niveaux de connaissance exprimant une progression dans l'approche d'une réalité extrêmement complexe: le niveau des "phénons" perceptibles à tout bon botaniste et le niveau des "caryons" et "palynons" ainsi que ces certains "phénons" perceptibles au seul spécialiste; en fait, de la complexité des phénomènes de spéciation, envisagés comme un gigantesque tableau à multiples entrées, résulte dans le présent un nombre de taxons encore bien plus grand que ne le soupçonne le spécialiste. On peut presque dire que la réalité biologique est à l'homme ce que la forêt est à une fourmi, quelque chose d'impossible à concevoir dans sa totalité.

De toute façon l'homme, s'il a besoin de comprendre, a aussi et surtout besoin de se faire comprendre; or, en systématique, la communication ne peut se faire que par l'intermédiaire des "phénons" perceptibles à tous; on doit cependant utiliser ces derniers avec prudence sachant qu'il s'agit bien souvent d'apparences ne traduisant pas fidèlement la réalité biologique et qu'ils n'ont, de plus, comme le signale Guinochet (1969) "ni la même signification évolutive ni la même valeur biologique dans tous les cas".

Liste des taxons étudiés	2*n*	
Myosotis silvatica espèce collective		
– *silvatica* Ehrh. ex Hoffm.		
– – subsp. *silvatica*	18	
– – subsp. *arvensis* Grau	18	
– – subsp. *cyanea*	20	
– – subsp. *elongata*	22	
– *decumbens* Host.		
– – subsp. *decumbens*	32	
– – subsp. *teresiana* (Sennen) Grau	32	
– *latifolia* Poir. in Lam.	32	
– *soleirolii* Gren. & God.	18	(Blaise 1969c)
Myosotis alpestris espèce collective		
– *alpestris* Schmidt	24-48	
– – (var. *elatior, alpestris, excapa* etc.)	72	
– *gallica* Vestergren	24	
– *stenophylla* Knaf	48	
– *asiatica* Schischken & Serg.	24	
– *alpina* Lapeyr.	24	
– *corsicana* (Fiori) Grau	24	
– *lithospermifolia* (Willd.) Hornem.	24	
– *albomarginata* (Maire) Blaise	24	(Blaise 1970b)
Myosotis arvensis (L.) Hill. = *M. intermedia* Link.		
– – subsp. *arvensis*	52	
– – subsp. *umbrata* (Rouy) Schwartz	66	
– (cytotype à nommer)	36	(Blaise 1969c)
Myosotis ramosissima Rochel = *M. hispida* Schlecht		
– – subsp. *ramosissima*	48	
– – subsp. *lebelii* (Gren.) Blaise (1969b)	48	
– – – var. *lebelii*	48	
– – – var. *andegavensis* Blaise	48	
– – subsp. *gracillima* (Losc. & Pardo) Blaise	48	
– – subsp. *tubuliflora* (Mürb.) Blaise		
Myosotis stricta Link. = *M. micrantha* Pallas		
– – subsp. *stricta*	48	
Myosotis minutiflora Boiss. & Reuter	48	
Myosotis pusilla Lois.	24	
Myosotis ruscinonensis Rouy	48	
Myosotis discolor espèce collective = *M. versicolor* (Pers.) Smith		
– *persoonii* Rouy	48	
– *congesta* Shuttlew.	32	(Blaise 1969c)
– *discolor* Pers. subsp. *discolor*	72	
– – subsp. *dubia* (Arrond.) Blaise	24	(Blaise 1969c)
– *balbisiana* Jordan		

Clé de détermination basée sur les caractères palynologiques et caryologiques[1]

1a. Pollen du type *"arvensis"* (fig. 2) 2

1b. Pollen du type *"discolor"* (fig. 2) 4

2a. Pollen à 4 pores; $2n = 48$ . . . . . *M. ramosissima* Rochel (=, //)
M. ruscinonensis Rouy (★)

2b. Pollen à 3 pores 3

3a. Pollen minuscule (moins de 8μ de long; diamètre équatorial de 3μ)
$2n = 18$ . . . . . *M. silvatica* Ehrh. ex Hoffm. (SL)
M. soleirolii Gren. & God. (SL)
$2n = 32$ . . . . . *M. decumbens* Host (Ð)
$2n = 24$ . . . . . *M. alpestris* Schmidt (A)
M. lithospermifolia (Willd.) Hornem. (A)
$2n = 48$ . . . . . (mêmes taxons que $2n = 24$)

3b. Pollen de plus 8μ de long; diamètre équatorial de 5μ
$2n = 48$ . . . . . *M. stricta* Link (+)
$2n = 24$ . . . . . *M. pusilla* Lois. (P)
$2n = 36$ . . . . . *M. arvensis* (L.) Hill. (O)
$2n = 52$ . . . . . *M. arvensis* subsp. *arvensis* (O)
$2n = 66$ . . . . . *M. arvensis* subsp. *umbrata* (Rouy) Schwartz (O)

4a. Pollen de type *"discolor"*
$2n = 24$ . . . . . *M. discolor* Pers. subsp. *dubia* (Arrond.) Blaise (3)
$2n = 32$ . . . . . *M. congesta* Shuttl. (5)
$2n = 48$ . . . . . *M. persoonii* Rouy (1)
$2n = 72$ . . . . . *M. discolor* Pers. subsp. *discolor* (4)

[1] Les signes qui suivent les taxons sont ceux des diagrammes (fig. 3 et 4).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Blaise, S. (1965) Observations sur la caryosystématique et l'écologie de Myosotis silvatica (Ehrh.) Hoffm. sensu latissimo. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 260: 647-650.

(1966) Caryologie et morphologie comparée de Myosotis stricta Link et de Myosotis ruscinonensis Rouy. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 262: 103-106.

(1968) De l'existence de deux races de Myosotis lutea (Cavanilles) Persoon en Anjou. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266: 1577-1579.

Blaise, S. (1969a) Considérations biosystématiques sur le groupe Myosotis "discolor" *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268: 2682-2685.

– (1969b) Les méthodes de l'analyse factorielle des correspondances appliquées à la biosystématique de quelques espèces de Myosotis L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Mém. Soc. Biol.* 163: 83-86.

– (1969c) IOPB chromosome number reports. *Taxon* 18: 310-311.

– (1970a) Biosystématique de Myosotis congesta Shuttleworth ex Albert et Reynier. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 270: 502-505.

– (1970b) IOPB Chromosome number reports. *Taxon* 19: 102.

– & G. Roux (1971) Répartition de quelques espèces de Myosotis dans les Alpes françaises. Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpines et jurassiennes. *Ann. Litt. Univ. Besançon:* 223-229.

Font Quer, P. & R. Maire (1931) In: P. Font Quer, De Flora occidentale adnotationes. *Cavanillesia* 4: 63-67.

Grau, J. (1964) Die Zytotaxonomie der Myosotis-alpestris- und der Myosotis-silvatica-Gruppe in Europa. *Oesterr. Bot. Z.* 111: 561-617.

– & P. Leins (1958) Pollenkorntypen und Sektionsgliederung der Gattung Myosotis. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 81: 107-115.

Guinochet, M. (1969) Le problème de l'espèce biologique vu par un botaniste. *Bull. Soc. Zool. France* 94: 553.

Lebardt, L. & J.-P. Fénelon (1971) *Statistiques et informatique appliquée.* Paris.

Rouy, G. (1927) *Conspectus de la Flore de France.* Paris.

Sauvage, Ch (1958) Remarques sur quelques plantes récoltées au cours de l'excursion de Provence. *Compte rendu de l'excursion en Provence de l'Association internationale de phytosociologie (27 mai-4 juin 1958):* 93-94.

– & J. Vindt (1954) *Flore du Maroc, analytique, descriptive et illustrée.* Tanger.

Troll, W. (1964) *Die Infloreszenzen.* I. Iena.

Adresse de l'auteur: Laboratoire de taxonomie végétale et expérimentale et numérique de la Faculté des sciences d'Orsay, associé au CNRS, F-91, Orsay.